

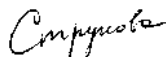
0-734636

На правах рукописи
УДК 591:599.323.4:591.9(470.5)

Струкова Татьяна Вячеславовна

**СТЕПНАЯ ПЕСТРУШКА (*Lagurus lagurus* Pall.) И
УЗКОЧЕРЕПНАЯ ПОЛЕВКА (*Microtus gregalis* Pall.)
В ЧЕТВЕРТИЧНЫХ ФАУНАХ СРЕДНЕГО И ЮЖНОГО ЗАУРАЛЬЯ**

03.00.08 - зоология



Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург
2002

Работа выполнена в лаборатории исторической экологии Института экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук

Научный руководитель:

кандидат биологических наук БОРОДИН АЛЕКСАНДР ВАСИЛЬЕВИЧ

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук МОНАХОВ ВЛАДИМИР ГЕНРИХОВИЧ

кандидат биологических наук ЯКОВЛЕВ АНАТОЛИЙ GERMAHOVИЧ

Ведущая организация:

Палеонтологический институт Российской Академии наук,

Защита диссертации состоится "25" февраля 2003 г. в 15 часов на заседании Диссертационного совета Д 004.005.01 в Институте экологии растений и животных УрО РАН по адресу: 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии растений и животных УрО РАН

Автореферат разослан "24" января 2003 г.

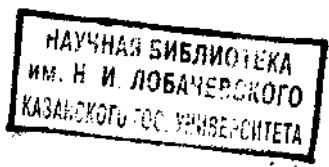
Ученый секретарь

Диссертационного совета,

кандидат биологических наук



М.Г. Нифонтова



Актуальность темы. Одно из направлений териологических исследований - изучение плейстоценовых и голоценовых фаун мелких млекопитающих. На конференции "ИНКВА-2002" (г. Уфа) было подчеркнуто, что Уральский регион является важным связующим звеном для проведения корректных корреляций европейских и сибирских стратиграфических схем, что необходимо для понимания процесса формирования фаун и эволюции отдельных видов на территории Палеарктики.

Особое значение имеет изученность руководящих форм - видов и комплексов видов, обладающих небольшим вертикальным (стратиграфическим) и широким горизонтальным (географическим) распространением (Макридина, Барскова, 1995). Для территории Зауралья таковыми являются степная пеструшка и узкочерепная полевка. Особенности позднекайнозойской геологической истории Зауралья определяются тем, что в четвертичное время покровные оледенения и морские трансгрессии не достигали этого региона. Все это влияло на развитие флоры, фауны и формирование палео- и современных ландшафтов.

Предлагаемая работа выполнена в рамках темы лаборатории исторической экологии Института экологии растений и животных УрО РАН - "Изучение истории современной фауны и флоры Урала и Западной Сибири в позднем кайнозое" (№ г/р. 01.9.80 004327).

Цель и задачи работы. Основная цель исследования - изучение эволюции степной пеструшки и узкочерепной полевки на основе анализа анцестральных форм и внутривидовой изменчивости этих видов в четвертичных фаунах Среднего и Южного Зауралья.

В соответствии с поставленной целью решались следующие задачи:

1. Провести ревизию ископаемых остатков полевок из четвертичных местонахождений Среднего и Южного Зауралья;
2. Изучить пространственно-временные изменения состава и структуры фаун грызунов Зауралья;
3. Описать эволюционные изменения морфологии коренных зубов представителей трибы *Lagurini* и линии *Microtus hintoni-M.gregalis* в Зауралье;
4. Охарактеризовать особенности внутривидовой изменчивости степной пеструшки и узкочерепной полевки региона в среднем неоплейстоцене-голоцене.

Научная новизна и теоретическая значимость. Впервые введен в научный оборот ископаемый материал из семи новых местонахождений территории Среднего Зауралья. Показаны закономерности изменения состава и структуры фаун полевок Среднего Зауралья во времени и пространстве, реконструирована динамика природных условий на данной территории. Впервые проведена корреляция аллювиальных и озерных отложений позднего неоплейстоцена Южного Зауралья. Описаны эволюционные стадии трибы *Lagurini* и линии *Microtus (St.) hintoni*-*M. (St.) gregalis* для Зауралья. Изучена внутривидовая изменчивость морфологических признаков M_1 степной пеструшки и узкочерепной полевки в среднем неоплейстоцене-голоцене на территории Зауралья.

Практическая ценность работы. Результаты работы были использованы для уточнения Региональной стратиграфической схемы четвертичных отложений Урала.

Основные положения, выносимые на защиту.

1. Узкочерепная полевка наряду со степной пеструшкой, а также их предковые формы на территории Зауралья в плейстоцене-голоцене являлись элементами степных ассоциаций.

2. На территории Зауралья в плейстоцене существовали фауны перигляциальной, лесостепной и степной зон. Региональными факторами, влияющими на соотношение видов в конкретное геологическое время, являются широта, долгота и высота над уровнем моря.

3. Положение региона в ареалах современного распространения степной пеструшки и узкочерепной полевки, присутствие их предковых форм на всех этапах плейстоцена позволяет рассматривать Южное Зауралье как территорию автохтонного развития этих таксонов.

4. Изменение размеров M_1 у степной пеструшки и узкочерепной полевки в позднем неоплейстоцене Зауралья отражает изменение климатических условий.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на конференциях молодых ученых Института экологии растений и животных (Екатеринбург, 1995, 1999, 2000, 2002 гг.); на Первом международном мамонтовом совещании (Санкт-Петербург, 1995), на международных симпозиумах "Эволюция экосистем" (Москва,

1995) и "Систематика и филогения грызунов зайцеобразных" (Москва, 2000); на международной конференции "Экологические проблемы горных территории" (Екатеринбург, 2002).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 13 работ.

Структура и объем работы. Работа состоит из введения, 5 глав, выводов и приложения. Диссертация изложена на **10.3** машинописных страницах, включает **24** рисунков и **20** таблиц. Список использованной литературы включает 183 работ, в том числе 22 на иностранных языках.

Глава 1. Характеристика района исследования

В главе рассмотрены геологическое строение и история района, дается краткая характеристика климата, гидрологии, почв, современной растительности и животного мира. Район исследований - Зауралье, территория, примыкающая с востока к Уральской горной системе. Она представляет собой пенеплен - возвышенную равнину, полого опускающуюся на восток в сторону Западно-Сибирской низменности.

На территории Зауралья выражены таежная (бореально-лесная), лесостепная и степная зоны (Урал и Приуралье, 1968). Современная фауна мелких млекопитающих Среднего и Южного Зауралья аккумулирует в себе сибирские и европейские элементы. Рассмотрены представления о зоогеографическом районировании (Шварц и др., 1951; Шварц, Павлиний, 1960; Марвин, 1969; Большаков и др., 2000). По литературным данным для современных видов и видов, обнаруженных в ископаемом состоянии, приведено описание биотопических характеристик.

Глава 2. Материал и методы

В основу работы положен материал из местонахождений ископаемых остатков мелких млекопитающих Среднего и Южного Зауралья. Автор принимал участие в раскопках 7 местонахождений (3 пещерных и 4 аллювиальных), материал из которых представлен в работе. Определено более 40 тыс. коренных зубов мелких млекопитающих. Все определения выполнены лично автором. Проведена ревизия ископаемого материала в коллекциях УрГУ и ИЭРиЖ УрО РАН из 12 местонахождений (5 тыс. коренных зубов полевок). Для сравнения был использован современный материал из

коллекций УрГУ, ИЭРиЖ УрО РАН, Зоологического музея МГУ (1,5 тыс. коренных зубов полевок).

Для обозначения временных границ неоплейстоцена в работе использовалась "Унифицированная региональная стратиграфическая схема...." (Новосибирск, 2000).

При описании местонахождений приведены списки видов с указанием общего числа определимых остатков. При анализе видового состава мелких млекопитающих из местонахождений учитывались показатели сохранности и прокрашенности костного материала. По результатам подсчета количества зубов каждого вида вычислялось процентное соотношение видов в фауне. Для деления видов на группы по относительному обилию их остатков в фауне использовались следующие градации: очень многочисленные (более 30%), многочисленные (10-29,9%), обычные (1-9,9%), редкие (0,2-0,9%), очень редкие (менее 0,2%) (Кузякин, 1962; Малеева, 1983; Смирнов, 1990). Название фаун давалось по доминирующим (очень Многочисленным) видам. На основании обобщения палеоботанических, палеоэнтомологических, карпологических и других палеонтологических данных сделана реконструкция природных условий.

Для изучения внутривидовой изменчивости коренных зубов были использованы морфотипический и морфометрический методы. Была предложена схема промеров первого нижнего коренного зуба (M_1) у степной пеструшки и узкочерепной полевки, которая описывает изменение размерных и морфотипических характеристик во времени. Измерения зубов выполнены окуляр-микрометром на микроскопе МБС-10 и по оцифрованным изображениям с использованием компьютерной программы ScionImage Beta 4.0.2 for Windows 95/98.

При математической обработке материала использованы общепринятые статистические методы: описательная статистика, метод главных компонент, кластерный анализ. Обработку вели с использованием программы Statistica 5.5 for Windows.

Глава 3. Местонахождения остатков четвертичных млекопитающих Среднего Зауралья и анализ четвертичных фаун Зауралья

До наших исследований на территории Среднего и Южного Зауралья было известно около 40 местонахождений ископаемых остатков мелких млекопитающих. Основные данные по ним изложены в работах разных лет А.Г. Малеевой, В.В. Стефановского, Н.Г. Смирнова, А.В. Бородина, Е.А. Кузьминой.

В ходе полевых работ 1996-2001 гг. автором был получен ископаемый материал из 7 новых местонахождений Зауралья (рис. 1).

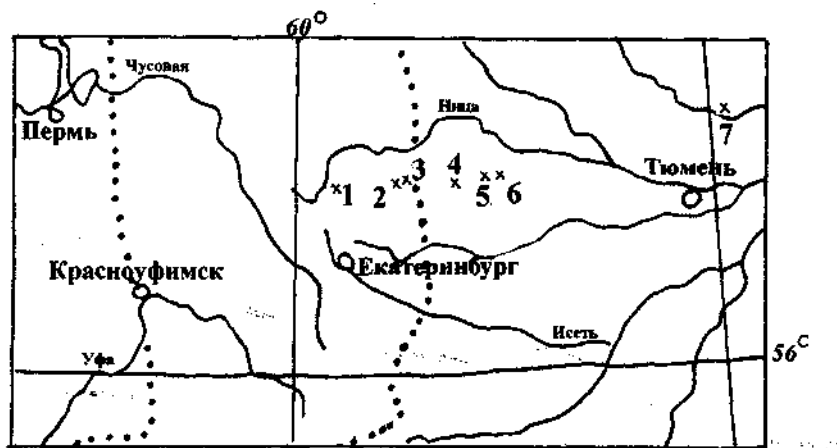


Рис. 1. Карта расположения новых местонахождений четвертичных фаун Зауралья:
1 - ШКО; 2 - Першинская пещера; 3 - Босоногая; 4 - Лебедкино; 5 - Речкалово;
6 - Никитине; 7 - Нижняя Тава. Пунктирная линия - граница Уральских гор.

3.1.1. Шайтноозерский Каменный остров (ШКО)

Это первое местонахождение ископаемых остатков мелких млекопитающих в гранитных массивах предгорной части Среднего Урала. Раскопками были вскрыты отложения на площади 11 м² на глубину 1,0-1,1 м. Выделено 5 литологических слоев.

Для уточнения стратиграфии и тафономической характеристики местонахождения использовались данные по прокрашенности и степени раздробленности коренных зубов мелких млекопитающих. С увеличением глубины залегания уменьшается количество темноокрашенных зубов, степень механической раздробленности костного материала практически одинакова во всех литологических слоях. С увеличением

глубины отложений уменьшается абсолютное и относительное количество (количество зубов на единицу объема породы) ископаемого материала.

Возраст отложений: начало сартанского (полярноуральского) гляциала (слой 4 (низ) - 22460 ± 340 (ИЭРЖ - 219, СОАН - 3824); слой 5 (верх) - 23170 ± 1420 (ИЭРЖ - 220, СОАН - 3825)); слои 3-4 - бореальный хронопериод голоцена; слой 3 - суббореальный хронопериод голоцена; слои 1 - 2 - субатлантический хронопериод голоцена.

Общее количество определенных зубов составило 953 экземпляра. Выделено три типа фаун.

1) Фауна слоя 5 - дикростониксно-грегалисная. В категории многочисленных видов - степная пеструшка, в категории обычных - полевки родов *Lemmus* и *Clethrionomys*. Такой видовой состав типичен и для поздненеоплейстоценовых отложений Среднего Урала (Смирнов, 1994). По ландшафтно-климатической характеристике - это перигляциальная фауна.

2) Фауна слоя 4 - арвикольно-экономусная. В категории многочисленных представлены виды перигляциальной фауны - узкочерепная полевка, степная пеструшка, копытный лемминг. Такой видовой состав описан впервые и не отмечен в местонахождениях Среднего Урала. На данный момент не ясно, является ли такой тип фауны отражением условий существования локальных экосистем или это следствие изменения региональных зональных комплексов.

3) Фауна слоев 2 - 3 - клетрионисно-агрестисная. Среди мелких млекопитающих преобладают виды современного таежного типа фауны, хотя встречаются остатки видов перигляциальной фауны. Изучение окрашенности зубов не позволяет считать их поздненеоплейстоценовой примесью в голоценовых отложениях. Такой видовой состав типичен и для позднеголоценовых (суббореальный период) отложений Среднего Урала (Смирнов, 1994).

3.1.2. Першинская пещера (Першино)

Местонахождение представляет собой карстовую пещеру. За время раскопок вскрыто 6 м^2 , максимальная глубина отложений - 3,8 м. Выделено 6 литологических слоев.

Возраст отложений: слой 6 - сартанский (полярноуральский) гляциал (15580±130 (ГИН-11225)); слои 5 - 46 - конец позднего неоплейстоцена - ранний голоцен; слой 4а - бореальный хронопериод голоцена; слой 3 - атлантический хронопериод голоцена - (7380±150 лет (СОАН-3824)); контакт слоя 2 и 3 - суббореальный хронопериод голоцена; слой 1 и 2 - субатлантический хронопериод голоцена.

Определено более 36 тыс. коренных зубов. Выделено 5 типов фаун.

1) Фауна слоя 6 - дискростониксно-грегалисно-лагурусная. Доля остатков остальных видов (серого хомячка, полевки-экономки, полевок родов *Lemmus* и *Clethrionomys*) не превышает 0,2 - 1,1%. Такой видовой состав типичен и для поздне-неоплейстоценовых отложений Среднего Урала (Смирнов, 1994). По ландшафтно-климатической характеристике - это перигляциальная фауна.

2) Фауна слоя 5 - 46 - дискростониксно-грегалисно-лагурусная. Сохраняется общая структура фауны слоя 6. От ниже- и вышележащих слоев этот слой отличается присутствием остатков желтой пеструшки, доля которой составляет 0,1%.

3) Фауна слоя 4а - грегалисная. В категории многочисленных видов - водяная полевка, серые полевки из группы *arvalis-agrestis*, копытный лемминг, степная пеструшка. В целом, такой видовой состав типичен для фаун бореального периода юга Среднего Урала (Смирнов, 1994). Единственным отличием является присутствие в фаунах, описанных Н.Г. Смирновым, содоминанта узкочерепной полевки - темной полевки.

4) Фауна слоя 3 - арвалисная. Она характеризуется резким падением доли видов перигляциальной фауны: копытный лемминг, узкочерепная полевка и степная пеструшка входят в ранг обычных видов. В ранг многочисленных видов входит водяная полевка (10,5%). В составе фауны впервые появляется обыкновенная белка. Такой видовой состав для территории Среднего Урала и Зауралья описан впервые. Для данного времени с западного склона Среднего Урала Н.Г. Смирновым (1994) описаны клетрионисно-грегалисная и клетрионисно-агрестисная фауны.

5) Фауна слоя 2 - 1 - арвалисно-арвикольная. Исчезает сунок, но появляется типичный представитель современной таежной фауны - бурндук. Встречаются остатки видов, не обитающих сейчас на данной территории (копытный лемминг, степная пеструшка, узкочерепная полевка, серый хомячок, пищуха). Изучение прокрашенности

зубов не позволяет считать их поздненеоплейстоценовой примесью в голоценовых отложениях. Такой видовой состав типичен и для фаун субатлантического периода юга Среднего Урала (Смирнов, 1994).

3.1.3. Босоногая

Местонахождение представляет собой нишу в известняковой скале, в которой накапливались погадки хищных птиц. Мощность отложений составляет всего 12 см. Среди грызунов обнаружены остатки серой крысы - вида, освоившего Урал не ранее чем 200-250 лет назад. Видовой состав мелких млекопитающих одинаков по всей толще отложений. Он отражает спектр питания филина и позволяет с учетом избирательности отлова добычи хищными птицами охарактеризовать позднеголоценовую фауну мелких млекопитающих района исследований.

3.1.4. Лебедкино

Аллювиальное местонахождение. По растительным остаткам из синевато-серых глин, залегающих ниже костеносного горизонта, получена радиоуглеродная дата 25300 ± 300 лет (ГИН 4438) (Малеева, Стефановский, 1988). На основании морфологии коренных зубов степной пеструшки и узкочерепной полевки, а также по состоянию стенок раковин моллюсков (Малеева, Стефановский, 1988) фауна может быть датирована концом позднего неоплейстоцена.

В местонахождении представлена лагурусно-грегалисно-эолагурусная фауна. По ландшафтно-климатической характеристике и наличию остатков копытного лемминга (6%) - это перигляциальная фауна.

Для данного региона такой тип фауны отмечается впервые. В Южном Зауралье известны фауны аналогичного типа, датированные концом среднего - началом позднего неоплейстоцена (Долгое, Введенка, В.Алабуга). Лебедкино - наиболее северная точка нахождения такой фауны в Зауралье.

3.1.5. Речкалово

Аллювиальное местонахождение. Возраст слоя с остатками мелких млекопитающих - 25500 ± 400 лет (ГИН-11226).

Фауна грегалисно-лагурусная. Представлено 8 видов. По ландшафтно-климатической характеристике и наличию остатков копытного лемминга (0,2%) - это перигляциальная фауна.

3.1.6. Никитино

Аллювиальное местонахождение. Радиоуглеродная дата по растительному детриту слоя 7 - 28460 ± 800 лет (СОАН-4536) позволяет отнести вмещающие отложения к невяньскому интерстадиалу, а слой 4 - 24480 ± 580 лет (СОАН-4537) - к началу сартанского (полярноуральского) гляциала. Остатки мелких млекопитающих получены из слоя 5. Эволюционный уровень зубов степной пеструшки и узкочерепной полевки соответствует возрасту слоя 4.

Фауна грегалисно-лагурусная. Представлено 7 видов. По ландшафтно-климатической характеристике и наличию остатков копытного лемминга (5%) - это перигляциальная фауна.

3.1.7. Нижняя Тавда

Аллювиальное местонахождение. По растительному детриту были получены следующие радиоуглеродные даты: слой 8 - 27400 ± 335 лет (СОАН-4534), слой 7 - 24820 ± 750 лет (СОАН-4535). Эти даты соответствуют концу невяньского интерстадиала - началу полярноуральского гляциала. Эволюционный уровень зубов степной пеструшки и узкочерепной полевки соответствует возрасту слоя 7.

Фауна грегалисно-лагурусная. Представлено 14 видов. По ландшафтно-климатической характеристике и наличию остатков копытного лемминга (0,7%) - это перигляциальная фауна.

3.2. Анализ состава и структуры фаун грызунов в позднем неоплейстоцене-голоцене

Для фаун из изученных пещерных местонахождений были вычислены индексы видового богатства, видового разнообразия Шеннона и Симпсона, выровненности (по Пиелу). Показано, что от позднелоплейстовых к голоценовым фаунам происходит увеличение индексов видового разнообразия и смена доминирующих видов. Если в позднелоплейстоценовых местонахождениях ядро составляют виды перигляциальной фауны, то в голоценовых слоях их замещают лесные и интразональные виды. В целом, это соответствует динамике фаунистических комплексов во времени в местонахождениях Урала (Смирнов, 1994; 1996).

3.3. Видовое разнообразие мелких млекопитающих в предгорной и равнинной частях Среднего Зауралья

На примере позднего неоплейстоцена Среднего Зауралья показано влияние фактора «высота над уровнем моря» на видовой состав фауны мелких млекопитающих. Для сравнения использованы литературные данные по поздненеоплейстоценовым материалам с западного склона Урала из грота Бобылек (Смирнов, 1993) и современной фауны восточного склона Урала - Висимский заповедник (Шарова и др., 1996). Индексы видового богатства и разнообразия выше в местонахождениях предгорной части Среднего Зауралья, чем равнинной, что сопоставимо с данными по современной фауне грызунов Урала (Бердюгин, 1996).

Для выявления связи видового состава фауны с географическим положением местонахождения и его геологическим возрастом был использован аппарат факторного анализа по следующим признакам: доли в фауне руководящих для позднего неоплейстоцена форм (копытного лемминга, степной пеструшки и узкочерепной полевки), географическая долгота, высота местонахождения над уровнем моря и возраст отложений. В первый фактор (53% общей дисперсии), входят долгота, возраст, высота над уровнем моря и доли узкочерепной полевки и степной пеструшки. Во второй фактор (32% общей дисперсии) вносит вклад признак "доля копытного лемминга", а также долгота и высота местонахождения над уровнем моря.

По распределению переменных в координатах факторов 1 и 2 (рис. 2) видно,

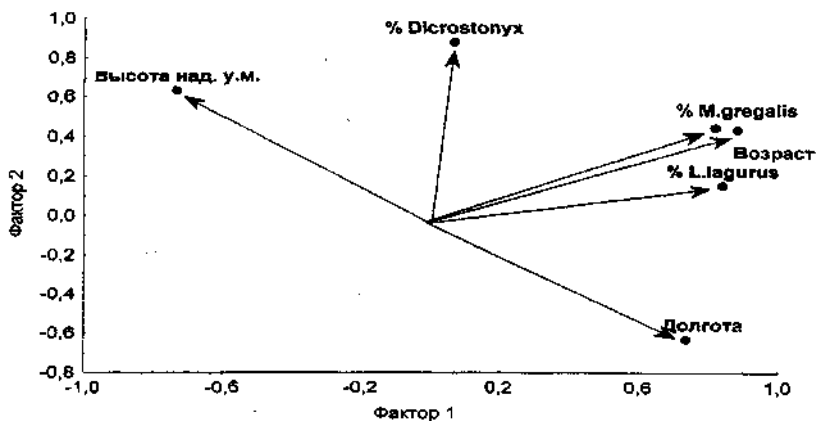


Рис. 2. Расположение признаков в координатах 1 и 2 факторов.

что признаки "высота над уровнем моря" и "долгота" разнонаправлены. Фактор "высота над уровнем моря" оказывает большее влияние на изменение доли копытного лемминга, чем узкочерепной полевки и степной пеструшки.

Острый угол между векторами переменных "высота над уровнем моря" и "доля копытного лемминга" говорит о положительной корреляции: чем больше высота над уровнем моря, тем выше доля копытного лемминга в ископаемых фаунах Зауралья на данной широте в рассматриваемый временной период. Возможно, это свидетельствует о том, что доля копытного лемминга определяется динамикой природных условий в горной и предгорной части Зауралья, а доля степной пеструшки и узкочерепных полевок - условиями на равнине.

Из рис. 3 видно, что голоценовые и современная фауны грызунов предгорий Среднего Зауралья образуют единую группу. В одну группу выделяются и разновозрастные местонахождения равнинной части Зауралья. Обособленно расположено ме-

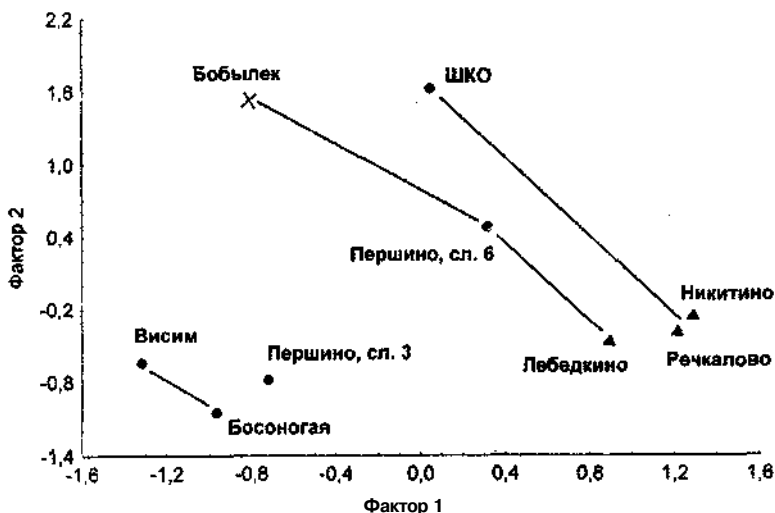


Рис. 3. Расположение выборок в координатах 1 и 2 факторов. Точками обозначены местонахождения предгорий, треугольниками - на равнине, крестиком - на западном склоне Урала. Сплошными линиями соединены близкие по возрасту местонахождения.

стонахождение Бобылек, находящееся на западном склоне Урала. Анализ расположения одновозрастных местонахождений показал, что и в голоценовых, и в позднелейстоценовых фаунах прослеживается градиент "предгорье - равнина".

Таким образом, при корреляции фаун грызунов четвертичного периода горной части Урала и территории Западно-Сибирской равнины следует учитывать влияние высотного градиента на видовое разнообразие и соотношение видов. Отличия в позднеплейстоценовых фаунах предгорий и равнинной части Зауралья могут объясняться теми же факторами, что и для современной фауны грызунов.

3.4. Условия существования фаун Среднего и Южного Зауралья на протяжении плиоцена-голоцена

Проведено обобщение данных по фаунам из всех известных местонахождений на территории Среднего и Южного Зауралья. В результате показано, что на территории Среднего Зауралья со среднего неоплейстоцена фауна млекопитающих была пелляциальной. Спорово-пыльцевые спектры реконструируют лесостепные ландшафты сосново-березовых массивов среди лугостепных фитоценозов. В голоцене на территории Среднего Зауралья в отложениях начинают встречаться остатки мышей (р. *Apodemus*), белки, бурундука. Лесные виды занимают доминирующее положение в голоценовых фаунах предгорной части Среднего Зауралья, в то время как на равнинной территории ядро фаун составляют интразональные виды.

На территории Южного Зауралья, начиная с плиоцена, фауна носит степной и лесостепной характер. Спорово-пыльцевые спектры лесостепного типа: сосново-березовые массивы на фоне марево-попынных фитоценозов. Изменение соотношения видов являлось, скорее всего, реакцией на глобальные климатические колебания. В раннем эоплейстоцене увеличиваются доли интразональных и лесных форм мелких млекопитающих. В стрелецкое (микулинское) межледниковье микротериофауна характеризуется присутствием степных видов, том числе степной пеструшки и узкочерепной полевки. В фауне начала ханмейского (валдайского) оледенения отмечены остатки полевок рода *Lemmus*, преобладают виды интразональных биотопов. В криоксеротическую стадию ханмейского оледенения характерна фауна мелких млекопитающих степного и полупустынного облика, в том числе степная пеструшка и узкочерепная полевка. Палинологические комплексы лесостепного типа (лугостепные ценозы с сосново-березовыми колками). В завершающую стадию ханмейского оледенения облик фауны сохранялся. Палинологические спектры преимущественно степные с

марево-попынными ценозами. В голоцене на территории Южного Зауралья сохранялась лесостепная и степная фауна (Кузьмина, 2002).

На протяжении плейстоцена в фаунах Среднего и Южного Зауралья присутствовали представители трибы *Lagurini* и узкочерепные полевки или их предковые формы.

Глава 4. Этапы эволюции трибы *Lagurini* и линии *Microtus (Stenocranius) hintoni* - *M.(St.) gregalis* Южного Зауралья

В главе описана морфология коренных зубов из местонахождений Южного Зауралья, проведено их сравнение с ископаемыми остатками с территории Восточной Европы, Предуралья и Западной Сибири.

4.1. Морфология коренных зубов рода *Borsodia* и представителей трибы *Lagurini*

В этом разделе описывается морфология коренных зубов следующих таксонов:

подсемейство *Arvicolinae* Gray, 1821

триба *Microtini* Miller, 1896

Род *Borsodia* Janossy & V.d. Meulen, 1974: *Borsodia fejervaryi* Kormos, 1934; *Borsodia prolaguroides* Zazhigin, 1980.

Триба *Lagurini* Kretzoi, 1955

Род *Prolagurus* Kormos, 1938: *Prolagurus ternopolitanus (praepannonicus)* Topachevsky, 1973; *Prolagurus pannonicus* Kormos, 1930; *Prolagurus posterius* Zazhigin, 1969.

Род *Lagurus* Gloger, 1841: *Lagurus transiens* Janossy, 1962; *Lagurus lagurus* Pallas, 1776

Род *Eolagurus* Eversmann, 1840: *Eolagurus cf. luteus* Eversmann, 1840.

4.2. Эволюция трибы *Lagurini* на территории Зауралья

Происхождение современной степной пеструшки Зауралья рассматривается как процесс филетической эволюции в ряду: р. *Borsodia* - р. *Prolagurus* - р. *Lagurus* (рис. 4). Мелкая *B.prolaguroides* рассматривается нами в качестве предка р. *Prolagurus*. Описана преемственность морфотипической изменчивости в линии: *P.praepannonicus* - *P. pannonicus* - *P. posterius* - *L. transiens* - *L. lagurus*. Основные направления эволюции -

увеличение гипсондонтности и исчезновение мимомисной складки, переход к аризонтии, усложнение антероконидного отдела через стадию питимисного слияния.

Остатки рода *Lagurodon* на территории Зауралья не обнаружены. Вероятно, ареал рода *Lagurodon* ограничивался территорией Европы. Род является тупиковой ветвью развития трибы *Lagurini*.

4.3. Морфология коренных зубов представителей линии

Microtus (Stenocranius) hintoni - *M. (St.) M. gregalis*

В этом разделе описывается морфология коренных зубов следующих таксонов:

подсемейство *Arvicolinae* Gray, 1821

триба *Microtini* Miller, 1896

Род *Microtus* Schrank, 1779: *Microtus (Stenocranius) hintoni* Kretzoi, 1941; *Microtus (Stenocranius) gregaloides* Hinton, 1923; *Microtus (Stenocranius) gregalis* Pallas, 1778.

4.4. Эволюция представителей линии

Microtus (St.) hintoni - *M. (St.) gregalis* на территории Зауралья

Происхождение современной узкочерепной полевки Зауралья рассматривается как процесс филетической эволюции от поздней формы *Allophajomys* к современной *Microtus (St.) gregalis*. Мелкая форма *A. laguroides baturiensis* Borodin et Ivakina, 1996 рассматривается нами в качестве предка рода *Microtus (Stenocranius)*. Описана преемственность морфотипической изменчивости параконидного отдела в линии: *M. (St.) hintoni* - *M. (St.) gregaloides* - *M. (St.) gregalis* (рис. 5).

Глава. 5. Внутривидовая изменчивость коренных зубов степной пеструшки и узкочерепной полевки Среднего и Южного Зауралья

5.1. Морфометрические характеристики M_1 степной пеструшки в позднем неоплейстоцене и голоцене

Для изучения морфометрических внутривидовых характеристик M_1 степной пеструшки был использован аппарат факторного анализа по 16 размерным признакам. Выявлена следующая структура факторных нагрузок: в первый фактор входят признаки, характеризующие ширину слияния дентиновых треугольников; во второй фактор - признаки, описывающие общие размеры жевательной поверхности M_1 ; в третий фактор - признаки, характеризующие строение передней непарной петли.

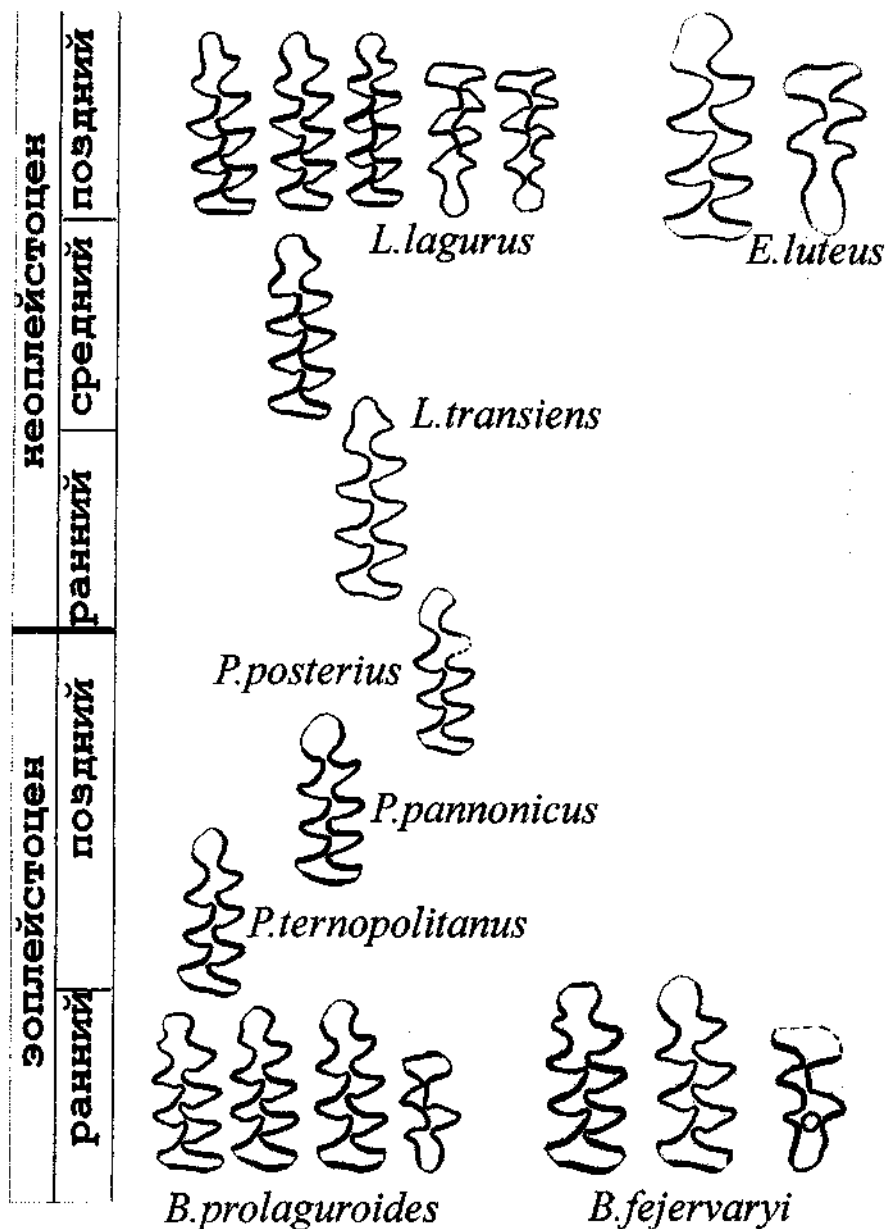


Рис. 4. Схема эволюции рода *Borsodia* и полевок трибы *Lagurini* (по M_1, M^3).

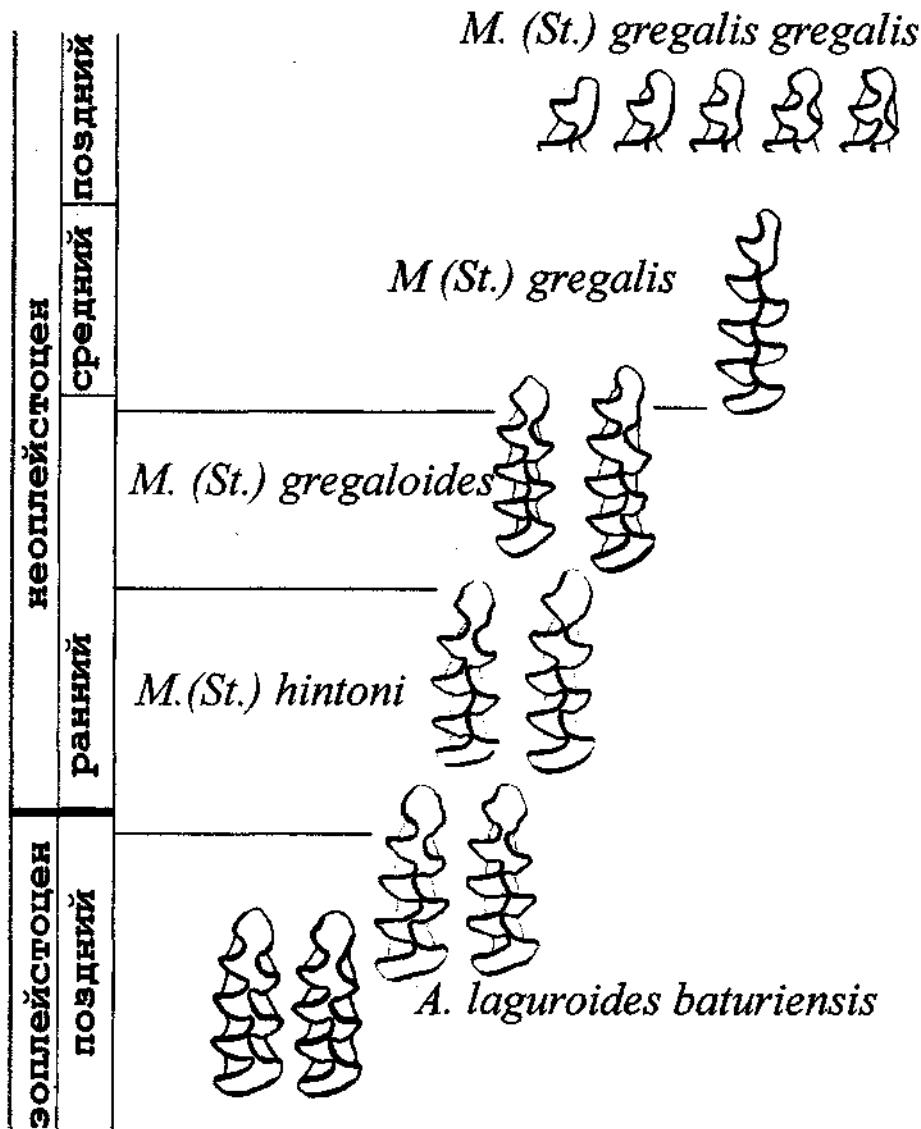


Рис. 5. Схема эволюции линии *Allophajomys laguroides baturiensis* - (*M.*) *Stenocranius gregalis* (по М.).

По значениям объектов в координатах 1 и 2 факторов был проведен кластерный анализ (рис. 6). В первый кластер объединились выборки конца среднего - начала позднего неоплейстоцена, во второй кластер - выборки второй половины позднего неоплейстоцена. Отдельные кластеры образуют современные выборки. Уровень временных различий превышает различия между выборками одного геологического возраста из географически удаленных местонахождений в пределах данного региона, что позволяет использовать эти признаки для уточнения геологического возраста местонахождений Зауралья.

5.2. Морфометрические характеристики M_1 узкочерепной полевки в позднем неоплейстоцене и голоцене

Для изучения морфометрических внутривидовых характеристик M_1 узкочерепной полевки был использован аппарат факторного анализа по тем же размерным признакам, что и для степной пеструшки. Группировка признаков по факторам аналогична таковой у степной пеструшки.

По значениям объектов в координатах 1 и 2 факторов был проведен кластерный анализ (рис. 7). Видно, что кластеры образованы по геологическому возрасту выборок. Отдельные кластеры образуют современные подвиды узкочерепной полевки. Уровень временных различий превышает различия между выборками одного геологического возраста из географически удаленных местонахождений в пределах данного региона.

5.3. Связь изменений размерных характеристик M_1 степной пеструшки и узкочерепной полевки с палеоклиматическими колебаниями

Сопоставление тенденции изменения общей длины жевательной поверхности первого нижнего коренного зуба у степной пеструшки и узкочерепной полевки в течение позднего неоплейстоцена Зауралья выявило высокий уровень корреляции между этими двумя видами ($R_s = 0,973$, $p = 0,0002$). С конца среднего плейстоцена до первой половины позднего плейстоцена общая длина M_1 увеличивается, а во второй половине позднего плейстоцена и голоцене уменьшается и приближается к размерам современных степных подвидов. Это хорошо согласуется с данными по горной части Урала (Смирнов, 1994).

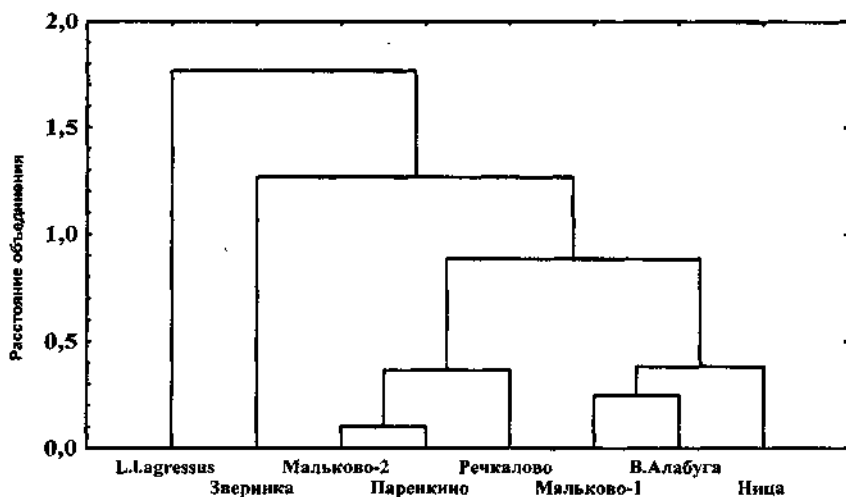


Рис. 6. Сравнение ископаемых и современных выборок степной пеструшки методом полной связи (Евклидово расстояние). Возраст местонахождений: **средний неоплейстоцен** - Ница; **начало позднего неоплейстоцена** - В.Алабуга, Мальково-1; **конец позднего неоплейстоцена** - Речкалово, Паренкино, Мальково-2; **голоцен** - Зверинка; современный подвид *L.lagressus* (Бреды).

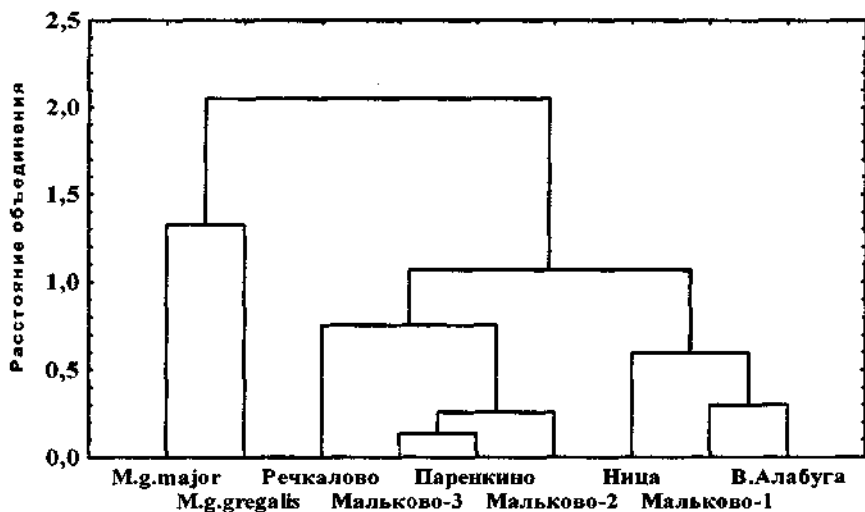


Рис. 7. Сравнение ископаемых и современных выборок узкочерепной полевки методом полной связи (Евклидово расстояние): Возраст местонахождений см. рис. 6. Современные подвиды: *M.g.gregalis* (Камышлов), *M.g.majors* (п-ов Ямал).

Сходство в характере изменчивости общей длины M_1 может быть обусловлено аналогичной реакцией обоих видов на одни и те же факторы среды. Сопоставление изменений длины M_1 с палеоклиматической кривой (по Архипов, Волкова, 1994) показало, что чем меньше отклонения среднегодовых показателей от современных, тем ближе размеры M_1 у изученных видов к размерам M_1 современных степных подвидов, обитающих в данном регионе (рис. 8).

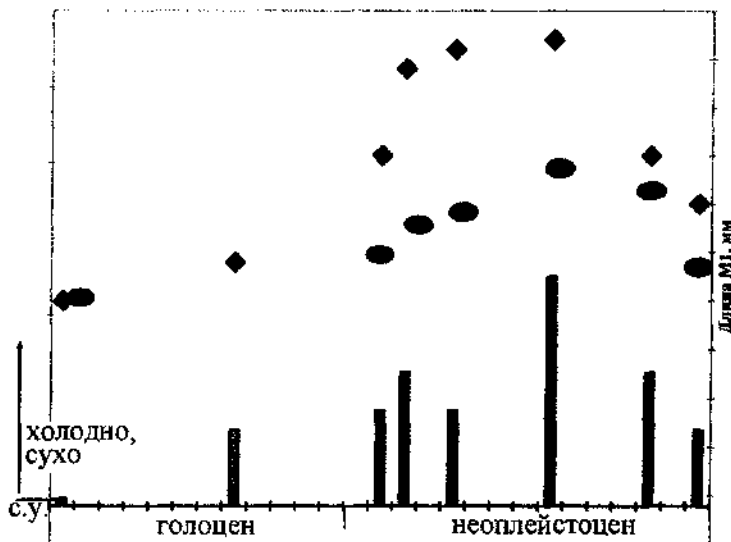


Рис.8. Связь длины M_1 у узкочерепной полевки (ромбы) и степной пеструшки (овалы) с палеоклиматическими изменениями (столбики) в позднем плейстоцене и голоцене (по Архипов, Волкова, 1994); за ноль приняты современные условия (с.у.).

Выводы

1. Узкочерепная полевка наряду со степной пеструшкой, а также их предковые формы на территории Зауралья в плейстоцене-голоцене являлись элементами степных ассоциаций.

2. На основе изучения видового состава фаун мелких млекопитающих плейстоцена Зауралья выявлены зональные различия Среднего и Южного Зауралья. Для территории Среднего Зауралья в плейстоцене была характерна перигляциальная фауна, для территории Южного Зауралья - лесостепная и степная фауны.

3. На примере позднеплейстоценовых фаун мелких млекопитающих предгорной части Урала и прилегающей территории Западно-Сибирской равнины показано, что факторами, влияющими на соотношение видов в локальных фаунах, являются не только широта, но и долгота и высота над уровнем моря. От предгорной к равнинной части увеличивается доля степных элементов.

4. Изучение морфологических характеристик зубов полевок эволюционных линий трибы *Lagurini* и *Microtus (St.) hintoni* - *M. (St.) gregalis* в целом выявило закономерности, аналогичные другим регионам Евразии. Принципиальным отличием развития трибы *Lagurini* в зауральских фаунах является отсутствие филетической линии *Lagurodon*.

5. Положение региона в ареалах современного распространения степной пеструшки и узкочерепной полевки, присутствие их предковых форм на всех этапах плейстоцена позволяет рассматривать Южное Зауралье как территорию автохтонного развития этих таксонов.

6. Применение методов многомерного и кластерного анализов по комплексу признаков M_1 позволило охарактеризовать временные внутривидовые различия степной пеструшки и узкочерепной полевки на территории Среднего и Южного Зауралья. Уровень временных различий превышает различия между выборками одного геологического возраста из географически удаленных местонахождений в пределах данного региона, что позволяет использовать эти признаки для уточнения геологического возраста четвертичных отложений Зауралья.

7. Изучение морфотипических и размерных характеристик M_1 степной пеструшки и узкочерепной полевки показало, что если тенденция усложнения рисунка жевательной поверхности служит показателем геологического возраста, то изменение общей длины M_1 на протяжении позднего неоплейстоцена Зауралья отражает воздействие палеоклиматических факторов на размер полевок.

8. Новые данные по составу четвертичных фаун Зауралья, а также по размерным и морфотипическим характеристикам коренных зубов полевок позволили провести корреляцию аллювиальных и озерных отложений Южного Зауралья и уточнить Региональную стратиграфическую схему четвертичных отложений Урала.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Струкова Т.В. О становлении современной фауны мелких млекопитающих Среднего Зауралья // Механизмы поддержания биологического разнообразия: Материалы конф. Екатеринбург, 1995. С. 142-144.
2. Малеева А.Г., Стефановский В.В., Струкова Т.В., Елькин Ю.А. Мамонтовая фауна на Урале // Цитология, 1995. Т. 37, № 7. С. 625-626.
3. Ивакина Н.В., Струкова Т.В., Стефановский В.В. Некоторые материалы по становлению современных экосистем Среднего и Южного Зауралья // Эволюция экосистем: Тез. симп. Москва, 1995. С. 52.
4. Ивакина Н.В., Струкова Т.В., Бородин А.В., Стефановский В.В. Некоторые материалы по становлению современных экосистем Среднего и Южного Зауралья // Палеонтологический журнал, 1997. № 3. С. 272-276.
5. Струкова Т.В. Шайтаноозерский Каменный остров I - палеозоологический памятник в гранитном гроте // Развитие идей акад. С.С. Шварца в современной экологии: Материалы конф. Екатеринбург, 1999. С. 175-180.
6. Струкова Т.В. Типология фаун мелких млекопитающих позднего плейстоцена и голоцена Среднего Зауралья // Биосфера и человечество: Материалы конф. Екатеринбург, 2000. С. 251-260.
7. Струкова Т.В. Плейстоценовые Lagurini Зауралья и Западной Сибири // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Москва, 2000. С. 165 - 167.
8. Бородин А.В., Струкова Т.В., Косинцев П.А., Некрасов А.Е., Панова Н.К. Новые данные о природной среде Среднего Урала в позднечетвертичное время (местонахождение Шайтаноозерский Каменный остров) // Плейстоценовые и голоценовые фауны Урала. Сб. науч. трудов. Челябинск: Изд-во «Рифей», 2000. С. 17-35.
9. Стефановский В.В., Зиновьев Е.В., Трофимова С.С., Струкова Т.В. Никитино - парастратотипический разрез режевского аллювиального комплекса в Среднем Зауралье // Уральский геологический журнал, 2002. № 1. С. 7-19.
10. Бородин А.В., Струкова Т.В., Стефановский В.В. Комплексы ископаемых грызунов из аллювия Зауралья // Материалы Третьего Всероссийского совещания по изучению четвертичного периода. Смоленск, 2002. Т. 1. С. 26-28.

11. Струкова Т.В. Степная пеструшка и узкочерепная полевка в ископаемых фаунах Среднего и Южного Зауралья // Биота горных территорий: история и современное состояние: Материалы конф. Екатеринбург, 2002. С. 207-215.
12. Струкова Т.В., Бородин А.В. Видовое разнообразие мелких млекопитающих в предгорной и равнинной частях Среднего Зауралья в четвертичном периоде // Экологические проблемы горных территорий: Материалы межд. конф. Екатеринбург, 2002. С. 210-215.
13. Borodin A.V., Strukova T.V., Trofimova S.S., Zinoviev E.V. Reconstruction of mammoth environments at different stages of the Pleistocene in the West-Siberian Plain // The World of Elephant: Proceedings of the 1 International Congress. Rome, 2001. P. 267-271.